HABITAT POTENTIEL DE LA TRUITE FARIO (*SALMO TRUTTA FARIO*, L. 1758) DANS TROIS COURS D'EAU DU MASSIF CENTRAL.

APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE ET PREMIERS RÉSULTATS SUR LE RÔLE DE LA VÉGÉTATION RIVULAIRE ARBORÉE.

Laurence MARIDET (1) et Y. SOUCHON (2)

(1) CEMAGREF, Division Biologie des Ecosystèmes Aquatiques, Laboratoire Hydroécologie Quantitative (3 bis, quai Chauveau, CP 220, 69336 Lyon Cedex 09) et Institut d'Analyse des Systèmes Biologiques et Socio-Economiques, Université Claude Bernard Lyon I, Laboratoire d'écologie des eaux douces et des grands fleuves (URA CNRS 1451, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex), France.

(2) CEMAGREF, Division Biologie des Ecosystèmes Aquatiques, Laboratoire Hydroécologie Quantitative (3 bis, quai Chauveau, CP 220, 69336 Lyon Cedex 09), France.

Reçu le 1^{er} août 1994
Accepté le 6 mars 1995

Received 1 August, 1994
Accepted 6 March, 1995

RÉSUMÉ

Une démarche faisant appel à la méthode des microhabitats a permis d'estimer l'habitat potentiel lié aux structures minérales et hydrauliques du chenal dans trois cours d'eau salmonicoles du Massif Central. Cette méthode a permis d'évaluer une surface pondérée utile (SPU) de cours d'eau ou capacité d'accueil potentielle pour les différents stades de Truite fario en fonction de variables physiques (hauteur d'eau, vitesse de courant et substrat). Le recours aux calculs des SPU permet de s'affranchir de l'hétérogénéité physique entre sites liée à l'hydromorphologie ; il est alors possible d'aborder l'influence d'autres facteurs environnementaux sur un nombre raisonnable de sites et de campagnes. Les comparaisons entre cours d'eau des rapports biomasse observée/SPU ont mis en évidence de forts écarts entre stations attribuables à des différences d'habitat hydromorphodynamique et d'environnement végétal. Appuyé par une estimation des différentes structures d'abris, l'exemple proposé souligne l'importance de la végétation rivulaire arborée comme un des facteurs responsable de la structuration des populations de truites. La station dépourvue de végétation rivulaire arborée présente une biomasse totale de truite par SPU faible de 13 g/m². Inversement, le site possédant une végétation arborée créant de nombreuses caches par les systèmes racinaires dans un chenal dominé par du sable et pauvre en abri minéral héberge une biomasse de 65 g/m². La capacité d'accueil physique potentielle de ces types de cours d'eau devrait, par conséquent, être abordée non seulement en tenant compte de l'habitat hydromorphodynamique estimé par la méthode des microhabitats, mais également en tenant compte de l'influence de végétation rivulaire arborée qui offre différentes structures d'abris à l'intérieur du cours d'eau.

Mots-clés : truite, formations végétales arborées, abris, microhabitat.

POTENTIAL BROWN TROUT HABITAT (*SALMO TRUTTA FARIO*, L. 1758) IN THREE MASSIF CENTRAL STREAMS.

METHODOLOGICAL APPROACH AND FIRST RESULTS ON INFLUENCE OF RIPARIAN CORRIDORS.

SUMMARY

An approach using a French version of PHABSIM has enabled us to estimate the potential habitat relative to the mineral and hydraulic structure of channel in three salmonid streams located in Corrèze (Massif Central, France). PHABSIM estimates a potential

carrying capacity or weighted usable area (WUA) by coupling measurements of depth, velocity and substrate with brown trout habitat preference curves. The WUA calculations enable to extricate from the morphohydrological differences between sites ; so it becomes possible to compare and assess the influence of other environmental factors with a saving on the number of sites and operations carried out. The ratio of observed biomass of adult brown trouts to weighted usable area (WUA) has been compared for the different streams. The results showed differences between studied sites, due to the morphohydrological habitat and different vegetative surroundings. The estimation of different shelter structures showed the importance of riparian corridor in the structuration of the brown trout population. The lack of riparian corridor seemed to be a limiting factor in one studied site with a low trout biomass of 13 g/m² WUA. Conversely, in another site, the riparian corridor with dense canopy and with well developed root system compensated a poor physical carrying capacity of the channel dominated by sand (65 g adult trout/m² WUA). Potential WUA of this type of river should therefore be interpreted by the morphohydrological habitat estimated by PHABSIM like methodology and the absence or presence of riparian trees estimated by the shelter structures inside the stream channel.

Key-words : trout, riparian forest, shelters, fish microhabitat.

INTRODUCTION

La capacité d'accueil physique d'un cours d'eau pour les poissons (BOVEE, 1982) dépend fortement des conditions hydromorphodynamiques, de la structure des berges, de l'existence d'abris, de refuges, de végétation aquatique ou d'accumulations de bois (PLATTS *et al.*, 1983 ; FAUSCH *et al.*, 1988 ; BOWLBY et IMHOF, 1989 ; LYONS et SCHNEIDER, 1990). La surexploitation des zones boisées riveraines et l'élimination des embâcles altèrent le potentiel d'habitat des rivières et s'accompagnent de réduction de production et de densité des salmonidés (DOLLOFF, 1986 et revue de PIEGAY et MARIDET, 1994). Les pratiques françaises actuelles en matière d'entretien des cours d'eau ne semblent pas toujours bien tenir compte de cette connaissance de base. Il paraît par conséquent utile de mieux évaluer le rôle de la végétation riveraine vis-à-vis du fonctionnement des cours d'eau, en quantifiant sa contribution relative à la capacité d'accueil et à la biomasse des poissons, à partir d'exemples régionaux. Pour cela, nous considérons que la biomasse interannuelle des truites dans les cours d'eau étudiés est en équilibre dynamique avec leur capacité d'accueil physique. Cette ambition se heurte à une double difficulté méthodologique et pratique :

— au niveau méthodologique : l'habitat des poissons combine des aspects de dynamique d'écoulement au sein de structures morphologiques minérales, ligneuses et végétales. Or, les méthodologies de description existantes prennent rarement en compte toutes ces dimensions. Cet habitat physique des poissons a d'abord été décrit de façon statique par une mesure des paramètres hauteur d'eau, vitesse de courant et nature du substrat (GORMAN et KARR, 1978 ; HEGGENES et TRAAEN, 1988). Le développement récent de modèles numériques de simulation des conditions d'habitat physique des cours d'eau à différents débits, a permis d'introduire la notion de dynamique dans cette description plutôt statique des relations habitat / poissons (BOVEE, 1982). Cette démarche a conduit à la réalisation d'outils de description et de prévision du comportement physique des rivières, tels que la méthode des microhabitats, simulant l'évolution de leur capacité d'accueil pour plusieurs stades et espèces de poisson (SOUCHON *et al.*, 1989 ; MALAVOI et SOUCHON, 1989). Parallèlement, d'autres études ont souligné le rôle prépondérant des abris comme un des facteurs essentiels de la structuration des peuplements de poissons (BALDES et VINCENT, 1969 ; BINNS et EISERMANN, 1979 ; HEGGENES *et al.*, 1990 ; SHIRVELL, 1990 ; FAUSCH, 1993 ; POUILLY, 1994). La présence d'abris contribue à rendre le milieu plus favorable à sa colonisation et la végétation rivulaire arborée apparaît comme une source potentielle d'abris, directement par les biotopes qu'elle crée ou indirectement par ses apports en débris ligneux grossiers (MEEHAN *et al.*, 1977 ; SEDELL *et al.*, 1984 ; HARMON *et al.*, 1986 ; MURPHY et MEEHAN, 1991). Ces différentes structures d'abris, réparties de façon discrète dans les cours d'eau, sont décrites soit en totalité au sein de stations représentatives, soit partiellement au moyen de transects ou de placettes (PLATTS *et al.*, 1983 ; ORTH, 1985 ; KINSOLVING et BAIN, 1990). Il s'agit d'une caractérisation statique réalisée le plus souvent à l'étiage.

On peut ainsi envisager qu'une description hydromorphodynamique du chenal, complétée par l'estimation statique des abris, permette d'améliorer la description structurelle et dynamique de l'habitat.

— au niveau pratique : l'expérimentation directe sur des tronçons de cours d'eau exigerait sinon une maîtrise foncière, du moins un accord des propriétaires et des sociétés de pêche, pour réaliser un plan d'expérience à moyen terme (5 ans au minimum) comprenant suffisamment de réplicats pour chacun des modes d'exploitation testés (témoins et degrés divers d'intervention sur la ripisylve et les embâcles) ; le même protocole devant s'appliquer à un nombre suffisant de cours d'eau pour dégager des constantes ou des règles d'adaptation régionales. A notre connaissance, ces conditions n'ont jamais pu être réunies en France. D'où un repli sur des cas « hérités » de situations réelles existantes, dont l'intercomparaison satisfait rarement à un plan d'expérience idéal. Il faut alors s'attacher à minimiser les facteurs de variation influençant la biomasse des poissons autres que ceux dont l'influence est recherchée, ici la végétation rivulaire et les structures associées.

Ces considérations nous ont amenés à proposer une approche méthodologique susceptible de quantifier l'influence de la végétation riveraine sur la structuration des peuplements de poissons en faisant une économie sur le nombre de sites à étudier. Comme base de comparaison inter-sites, nous proposons de tester les possibilités offertes par la méthode des microhabitats pour standardiser la mesure de l'habitat hydromorphodynamique. En s'affranchissant des différences liées aux facteurs hauteur d'eau, vitesse de courant et substrat, et en choisissant des cours d'eau situés dans une même hydroécorégion (WASSON *et al.*, 1993), nous testons l'hypothèse selon laquelle il est possible d'étudier l'influence d'autres paramètres comme la végétation rivulaire arborée sur la structuration des peuplements de poissons. Les différents types d'abris, en particulier ceux liés à la végétation rivulaire arborée, ont également été quantifiés et estimés par leur pourcentage de recouvrement et leur volume en fonction du débit. Cette démarche a été conduite sur un premier jeu de 4 stations pour en évaluer la faisabilité.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Quatre stations sur trois cours d'eau du Massif Central dans le département de la Corrèze ont été sélectionnées : le Vianon, la Triouzoune (2 stations) et l'Ozange (figure 1). Ces cours d'eau traversent une même région écologique et géographique, leurs bassins versants sont proches (tous trois dans le bassin de la Dordogne) mais leur environnement végétal est différemment anthropisé (tableau I). Localisés dans des bassins versants, peu urbanisés (habitations disséminées dans le paysage et industrie inexistante), ils ne sont soumis à aucune pollution chimique ou organique (IBGN ≥ 18 , norme AFNOR NF T 90 - 350). Aucune pollution d'origine agricole n'est décelable, les teneurs en N.NO₃ et P.PO₄ étant respectivement inférieures à 1 mg/l et 10 µg/l (tableau I).

Les températures ont été enregistrées en continu pendant l'année 1992 sur l'Ozange et la Triouzoune (Station 1). Les valeurs moyennes estivales ne dépassent pas le seuil de 18 °C compatible avec les préférences thermiques de la truite (CRISP, 1989) : moyenne de 17 °C en juillet et août dans l'Ozange avec des valeurs extrêmes de 12,8 et 23,1 °C, moyenne de 16,3 °C dans la Triouzoune et extrêmes de 9,4 et 22 °C. Des relevés plus ponctuels dans les deux autres stations les situent dans la même gamme thermique.

Le Vianon s'individualise des autres cours d'eau par sa géomorphologie et la nature de sa végétation rivulaire arborée, essentiellement composée d'espèces collinéennes telles que des hêtres et des chênes qui ne supportent pas les immersions. Inversement, sur l'Ozange et la Triouzoune (station 2), la végétation arborée est essentiellement composée d'espèces alluviales telles que l'aulne et le saule. La station 1 de la Triouzoune, située la plus en amont, ne présente quant à elle que quelques rejets d'aulne (MARIDET, 1994).

Les quatre stations comportent chacune une succession typique des séquences élémentaires de faciès présents (radier ou rapide, mouille ou plat avec zones de dépôts). Les stations de l'Ozange et de la Triouzoune sont dominées par un substrat sableux avec un pourcentage de recouvrement allant de 70 % (dans les faciès lenticules) à 10 % (dans les radiers) dans l'Ozange, contre 55 % à 20 % sur la Triouzoune. Le Vianon est

Figure 1 : Localisation des sites d'étude.

Figure 1 : Location of studied sites.

caractérisé par un substrat pierreux avec quelques blocs et seulement 2 à 15 % de la surface totale en sable. La station 2 de la Triouzoune ne diffère donc de la station 1 que par la présence d'une végétation rivulaire arborée.

Toutes les stations ont été choisies dans la zone à truite au sens de HUET (1949), dans des ordres de drainage 3 à 4 (tableau I).

L'inventaire des populations piscicoles a été réalisé par pêche électrique totale en deux captures successives sans remise. Les effectifs et biomasses, exprimés par hectare de station, sont estimés selon la méthode de CARLE et STRUB (1978) à partir du chiffre brut des captures sur l'ensemble de la station. En effet, cette étude s'intéressant à une réponse intégrée d'une portion linéaire morphologiquement représentative, les inventaires individualisés par faciès lors des pêches ont été globalisés par station avant estimation. Deux campagnes, l'une en juillet, l'autre en septembre 1992, ont été effectuées sur chacune des 4 stations. L'espèce cible privilégiée dans cette étude étant la truite, trois classes de taille ont été différenciées, dans chaque station, à partir de la répartition par cohorte : truites de longueur totale < 100 mm notées ci-après TRF 0+, truites de 100 à 180 mm (TRF1+) et truites de longueur $\geq$ à 180 mm (TRF $\geq$ 2+).

La description physique des stations a été réalisée selon la méthode des microhabitats. Après découpage des stations en 11 transects représentatifs des faciès

Tableau I : Caractéristiques physiques et chimiques des stations étudiées.**Table I : Physical and chemical characteristics of studied sites.**

Variables	Cours d'eau			
	Vianon	Ozange	Triouzoune station 2	station 1
Morphologie de la vallée	vallée en V modérément incisée	vallée sur plateau à faible pente		
Superficie du bassin versant (en km ²)	102	49	93	78
Végétation du bassin versant	forêt caducifoliée non perturbée	déforestation partielle mosaïque de prés et de forêts de conifères ou feuillus		
Recouvrement de la forêt sur le bassin versant (en %)	71	44	53	48
Végétation rivulaire	forêt caducifoliée	zone rivulaire arborée	zone rivulaire arborée	prairie
Ordre	4	3	3	3
Altitude (m)	370	590	610	630
Débit moyen (m ³ /s)	2,42	1,15	2,2	1,8
Largeur moyenne (m)	7,5	5,4	9,5	8,7
Pente (‰)	18,5	2,7	2,2	2,9
Conductivité (µS/cm)	35	45	30	
pH	6,9	6,6	6,7	
Ca (mg/l)	<3	<3	<3	
Mg (mg/l)	<0,8	<0,8	<0,8	
N.NO3 (µg/l)	560	802	520	
N.NO2 (µg/l)	9	9	9	
N.NH4 (µg/l)	<16	<16	<16	
P.PO4 (µg/l)	<10	<10	<10	

d'écoulement, des mesures topographiques et hydrauliques ont été prises sur l'ensemble des sites étudiés selon le protocole décrit par MALAVOI et SOUCHON (1989). Pour le débit observé, un minimum de 300 points de mesure des 3 paramètres a été réalisé par station. Grâce à cette technique de description, la diversité intra-faciès des vitesses, hauteurs d'eau et substrats est respectée. Les hauteurs d'eau sont mesurées avec précision en centimètres, les vitesses sont mesurées au moyen d'un micro-moulinet (Ott-Leica courantomètre ; types C31 ou C2) à 0,2 ; 0,4 et 0,8 de la hauteur totale en partant du fond et la granulométrie est décrite visuellement grâce à une échelle granulométrique de Wentworth modifiée, ceci en chaque point où l'on note une évolution sensible de l'un de ces trois paramètres.

A partir de l'ensemble de ces données, un modèle hydraulique (GINOT, sous presse) permet ensuite de simuler les valeurs des variables physiques pour différents débits transitant dans les 4 stations. Ces données reconstituées sont couplées avec un modèle biologique, basé sur des courbes de préférences de différents stades de Truite fario pour les variables physiques mesurées. Les courbes de préférences utilisées ici sont des courbes de BOVEE (1982) modifiées et adaptées au contexte français pour des cours d'eau du Massif Central, du Jura et des Alpes (SOUCHON *et al.*, 1989). Ce couplage permet de calculer une capacité d'accueil physique potentielle des sites étudiés exprimée en surface pondérée utile (SPU) pour chaque débit et pour les différents stades de la Truite fario. Le recours aux calculs des SPU permet de s'affranchir de l'hétérogénéité physique entre sites liée à l'hydromorphologie.

Le choix de la méthode d'estimation des abris potentiels a été guidé à la fois par l'espèce de poisson privilégiée dans cette étude (la Truite fario), la nature des cours d'eau (cours d'eau lotiques) et par la nécessité d'obtenir une information quantitative sur chacun des différents types d'abris. Les méthodes quantitatives de mesures les plus communément utilisées fournissent des valeurs d'abris potentiels exprimées en pourcentage de la surface totale étudiée et regroupées en unités discrètes selon la nature de l'abri considéré (LEWIS, 1969 ; MEFFE et SHELDON, 1988 ; HERMANSEN et KROG, 1984 ; HEIFETZ *et al.*, 1986 ; FRAGNOUD, 1987 ; GROSSMAN *et al.*, 1987 ; HEGGENES, 1988 ; STREUBEL et GRIFFITH, 1993). Nous avons choisi d'utiliser ce mode d'estimation et plus particulièrement une méthode quantitative du type de celle utilisée par FRAGNOUD (1987). Des mesures directes des surfaces d'abris potentiels de différente nature (sous-berge, végétation rivulaire surplombante, végétation aquatique, embâcle, bloc) sont effectuées sur l'ensemble de la station afin de calculer un pourcentage de recouvrement (figure 2). Ne sont pris en compte que les abris d'un volume suffisant pour permettre le déplacement des poissons (hauteur minimale fixée à 5 cm pour la truite). On note également la hauteur d'eau au niveau de l'abri au débit observé, la hauteur d'eau seuil supérieure au débit plein bord (hauteur au-delà de laquelle le volume de l'abri n'augmente plus). Ces mesures complémentaires permettent de calculer le volume des différentes catégories d'abris à ces deux débits. Les abris non immergés en berge au débit observé sont également inventoriés et mesurés selon le même principe.

RÉSULTATS

Composition du peuplement de poissons

Les peuplements de poissons observés sur ces cours d'eau comptent de 4 à 9 espèces selon les sites. Les peuplements sur le Vianon, l'Ozange, et la station 2 de la Triouzoune sont dominés par la Truite fario (*Salmo trutta fario*, L. 1758) qui représente respectivement 59, 73 et 51 % de la population totale (tableau II). Les autres espèces comme le chabot (*Cottus gobio*, L. 1758), le vairon (*Phoxinus phoxinus*, L. 1758), la loche (*Noemacheilus barbatulus*, L. 1758), le goujon (*Gobio gobio*, L. 1758), la perche (*Perca fluviatilis*, L. 1758) ou le chevaie (*Leuciscus cephalus*, L. 1758) ne présentent qu'une faible biomasse (15 et 18 kg/ha) sur ces stations. A l'inverse, sur la station 1 de la Triouzoune, la biomasse de ces mêmes espèces qui représente 80 % du peuplement total est plus forte avec 79 kg/ha. Ces compositions de peuplement sont conformes aux observations antérieures réalisées par le Conseil Supérieur de la Pêche sur la Triouzoune en 1967 et le Vianon en 1985. La prés,des retenues aval (CUINAT, com. pers.).

Les résultats des inventaires par pêche de truite diffèrent d'un site à l'autre (figure 3). Globalement tous stades confondus, les effectifs et biomasses de truite par hectare sont plus faibles sur la Triouzoune station 1. Sur l'Ozange et sur la station 2 de la Triouzoune, on observe une structure de population où tous les stades sont proportionnellement bien représentés. Sur les deux autres stations, on trouve de forts écarts au niveau de la répartition des effectifs par classe de taille : sur le Vianon, on note une grande abondance d'individus de taille de 100 à 180 mm (TRF1+) alors que sur la station 1 de la Triouzoune les individus 0+ dominant.

Entre les deux campagnes de pêche électrique, on constate sur chaque site une diminution normale des biomasses des stades TRF $\geq$ 180 mm (tableau II) correspondant à une mortalité naturelle ou par pêche. Ces variations de biomasse diffèrent d'un site à l'autre : 69 % de la biomasse des TRF $\geq$ 180 mm disparaissent entre juillet et septembre sur le Vianon et 49 % sur la station 1 de la Triouzoune alors que seulement 18 et 17 % disparaissent respectivement sur la station 2 de la Triouzoune et sur l'Ozange. Les plus fortes diminutions de biomasse se situent dans les deux stations les plus facilement accessibles, donc supposées les plus fortement pêchées. L'augmentation de la biomasse des stades TRF 1+ sur les stations à l'exception du Vianon pourrait correspondre à la croissance naturelle de ces individus entre juillet et septembre.

Figure 2 : Représentation des différentes catégories d'abri relevées dans l'étude et mesures effectuées : largeur et profondeur utile en eau au débit observé (étiage) et hors d'eau au débit plein bord.

Figure 2 : Representation of different shelter categories measured and their characteristics : usable wetted width and depth at observed (low flow) and bankfull discharges.

Figure 3 : Effectifs moyens de truite par hectare pour chaque station selon un gradient décroissant de densité de végétation rivulaire arborée en 1992.

Figure 3 : Mean trout densities (ind./ hectare) of each studied site from the more to the less forested during 1992.

Habitat hydrodynamique potentiel de la truite

Sur chaque station, le couplage des courbes de préférence biologique d'habitat et des variables morphodynamiques et hydrauliques a permis d'obtenir pour les différents stades, les courbes d'évolution de la surface pondérée utile (SPU) à plusieurs débits. Les différentes stations signent chacune des réponses d'habitat potentiel originales (figure 4). Les deux stations de la Triouzoune et de l'Ozange ont un comportement très voisin, alors que le Vianon se distingue par de faibles valeurs de surface pondérée utile quel que soit le stade. L'environnement physique (vitesse, hauteur ou substrat) semble moins favorable pour les populations de Truite fario sur ce dernier cours d'eau. On observe une augmentation régulière des valeurs de SPU pour les stades alevins et juvéniles du Vianon à la Triouzoune (station 1). L'optimum de SPU pour les adultes varie selon le même gradient stationnel d'un facteur 6, allant de 60 m²/100m pour le Vianon à 360 m²/100m pour la station 1 de la Triouzoune. Ces résultats représentent l'estimation des capacités d'accueil théoriques ou surfaces colonisables par la truite selon les hypothèses de la méthode des microhabitats. Ces surfaces ne représentent de fait qu'une partie des surfaces mouillées échantillonnées sur les différentes stations : Vianon, 7 % ; Ozange, 19 % ; les deux stations de la Triouzoune, 28 %. Ainsi, les estimations de SPU théoriques peuvent être comparées aux biomasses de truite réellement observées.

Figure 4 : Valeurs des surfaces pondérées utiles (m²/100 m de linéaire) pour chacune des stations et pour chaque stade de truite à différents débits modélisés.

Figure 4 : Values of weighted usable areas (m²/100 m) at different modelised flows for each studied site and for each stage of brown trout.

Habitat potentiel et taille de la population de truite

Le rapprochement entre l'habitat potentiel (SPU théoriques) et les populations de truite adulte proposé comme moyen de comparaison entre les différentes stations suppose de vérifier successivement :

- que l'habitat potentiel des jeunes stades ne soit lui-même pas limitant. L'interprétation des courbes de la figure 4 permet de lever cette restriction, puisque les surfaces d'habitat potentiel des alevins et des juvéniles sont systématiquement plus élevées que celles des adultes (en moyenne de 2 à 3 fois supérieures pour un débit allant jusqu'à 4 m³/s),
- que les événements hydrologiques récents ayant pu avoir une influence sur la composition de la population observée n'aient pas été eux-mêmes destructurants. Au cours des 3 années précédant les inventaires, aucun événement de ce type n'est intervenu aux moments critiques de la reproduction et du recrutement.

Ces précautions prises et sachant que la physicochimie, très voisine sur les 3 cours d'eau (tableau I), ne peut être considérée comme limitante, il est alors possible d'étudier le rapport entre l'habitat potentiel, ultime facteur limitant, et la biomasse observée.

Suivant les hypothèses initialement formulées par BOVEE (1982) et corroborées depuis par SOUCHON *et al.* (1989) et JOWETT (1992), l'habitat du stade adulte de la truite devient critique dans certains types de cours d'eau en période d'étiage. Le débit critique est ici estimé à environ 0,2 m³/s et a été atteint à deux reprises pendant plus de 10 jours consécutifs au cours des mois de juillet et août 1992 et pendant plus de 50 jours consécutifs en été 1991. Selon cette hypothèse, il est alors possible de rechercher sur les courbes des stades adultes (figure 4) les valeurs de SPU limitantes correspondant à ce débit. Ces données sont reportées dans le tableau II. On peut alors calculer le rapport de la biomasse observée par la surface pondérée utile, exprimé en g/m² de SPU à l'étiage. Malgré une forte capacité théorique, la station 1 de la Triouzoune apparaît comme proportionnellement la moins bien colonisée par la truite (13 g/m² SPU). Inversement, l'Ozange présente une valeur 5 fois plus forte (65 g/m² SPU). A SPU très voisines entre les deux stations de la Triouzoune, le rapport Biomasse/SPU est 2 fois plus fort sur la station 2.

Quantification des différents types d'abris

La quantité d'abris potentiellement disponible pour les poissons ainsi que leur nature diffèrent d'un site à l'autre (tableau III). Le pourcentage de recouvrement en macrophytes, abris potentiels pour les jeunes stades, augmente avec l'éclaircissement de la canopée, pour atteindre 35 % de recouvrement sur la station dépourvue d'arbres (station 1 de la Triouzoune). Inversement, les structures d'abris liées à la végétation rivulaire (végétation rivulaire et embâcle) représentent 33 et 35 % de la surface totale estimée en abris sur l'Ozange et la station 2 de la Triouzoune, contre 2 et 5 % sur le Vianon et la station 1 de la Triouzoune. La faible pourcentage observé sur le cours d'eau forestier (le Vianon) peut être expliqué par la nature de la végétation rivulaire arborée (hêtres et chênes). Contrairement aux espèces alluviales telles que les aulnes et les saules (Ozange et station 2 de la Triouzoune), le système racinaire de ces arbres ne pénètre pas dans le cours d'eau pour créer des sous-berges et des caches. Sur ce cours d'eau, les plus forts pourcentages de recouvrement des structures d'abris est de type bloc. Sur l'Ozange et la station 2 de la Triouzoune, la végétation rivulaire de type alluvial crée une surface de sous-berge plus importante (tableau III). On observe également sur ces deux stations une plus grande diversité des types d'abris avec notamment des abris liés à la présence d'embâcles, et une augmentation plus forte de la surface et du volume potentiels d'abris à débit plein bord.

DISCUSSION

Influence de la végétation rivulaire arborée :

Les différences observées d'effectifs de Truite fario entre les 4 stations permettent de mettre en évidence des tendances, qui sont en accord avec les différentes observations déjà publiées pour l'espèce (CHAPMAN, 1962).

Tableau II : Biomasses observées en juillet et septembre pour les différentes espèces et pour chaque stade de Truite fario, nombre total d'espèces, biomasse totale par hectare, pourcentage de truite, surface pondérée utile (SPU) et rapport de la biomasse moyenne des truites adultes (TRF 1+ et TRF ≥ 2+) sur les deux campagnes par la SPU pour chaque station.

Table II : Biomass of different species and each stage of brown trout during July and September, total number of species, total biomass by hectare, percentage of trout, weighted usable area (WUA) and ratio of mean adult trout biomass (TRF 1+ and TRF ≥ 2+) by WUA for each site.

(TRF : *Salmo trutta fario* ; CHE : *Leuciscus cephalus* ; VAI : *Phoxinus phoxinus* ; CHA : *Cottus gobio* ; PER : *Perca fluviatilis* ; LOF : *Noemachilus barbatulus* ; GOU : *Gobio gobio* ; BRO : *Esox lucius* ; LPP : *Lampetra planeri*).

		VIANON	OZANGE	TRIOUst2	TRIOUst1
Surfaces inventoriées (m²)		861	785	848	1045
Biomasse obs. (g) Juillet	TRF 0+	34	78	12	200
	TRF 1+	1676	506	603	310
	TRF ≥ 2+	499	3460	2454	1128
	CHE	52	0	836	1265
	VAI	27	490	276	678
	CHA	932	0	740	1044
	PER	50	0	488	1046
	LOF	0	542	20	79
	GOU	120	455	576	1264
	BRO	0	0	0	6
	LPP	présente	absente	présente	présente
Biomasse obs. (g) Septembre	TRF 0+	28	81	144	435
	TRF 1+	1551	938	2518	1224
	TRF ≥ 2+	152	2860	2010	570
	CHE	274	0	920	1123
	VAI	29	622	324	235
	CHA	1056	0	726	3153
	PER	0	0	656	2013
	LOF	0	340	70	468
	GOU	128	420	312	748
	BRO	0	0	0	74
	LPP	présente	absente	présente	présente
Nombre d'espèces		8	7	10	11
Biom. totale de TRF/hectare (kg/ha)		23	50	46	18
Biom. totale autres espèces / hectare (Kg/ha)		16	18	44	79
Pourcentage de TRF (%)		60	73	51	20
SPU adulte à l'étiage (m²) / 100 m		50	60	150	120
Biomasse totale / SPU (g de TRF 1+ et TRF > 2+ / m²)		39	65	25	13

Tableau III : Pourcentage de recouvrement et volume (m³) estimé des différents types d'abri potentiel sur chaque station aux débits observé (étiage) et plein bord.

Table III : Potential cover percentage and volume (m³) estimated of different shelter categories on each site at observed and bankfull discharge.

		VIANON		OZANGE		TRIOUst2		TRIOUst1	
Débit d'observation (m ³ /s)		0,48		0,19		0,34		0,24	
Abris potentiels	Bloc	1,1	(1,67)	0,1	(0,13)	0,04	(0,06)	0,1	(0,22)
à débit observé	Embâcles	0,2	(0,08)	0,4	(1,28)	4,1	(12,62)	0,5	(1,66)
% recouvrement	Sous-berges	0,4	(0,33)	2,9	(5,39)	2,9	(8,62)	0,6	(2,11)
et (Volume en m ³)	Vég. rivulaire	0	(0)	2,6	(4,59)	1,2	(3,38)	0,9	(3,18)
	Total	1,7	(2,1)	6,0	(11,4)	8,2	(24,7)	2,1	(7,2)
	Vég. aquatique	0	(0)	12,1	(11,83)	17	(18,63)	35,5	(73,69)
Débit plein bord estimé (m ³ /s)		14		6		12		11	
Abris potentiels	Bloc	0,7	(1,88)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
supplémentaires	Embâcles	0,7	(1,12)	0	(0)	0,1	(6,14)	0	(1,15)
à débit plein bord	Sous-berges	0,6	(2,16)	1,1	(10,72)	1,8	(12,35)	0,1	(2,02)
% recouvrement	Vég. rivulaire	0	(0)	0,6	(12,57)	1,8	(2,88)	0	(4,62)
et (Volume en m ³)	Total	2,0	(5,2)	1,7	(23,4)	3,7	(21,4)	0,1	(7,8)
	Vég. aquatique	0	(0)	0	(0)	0	(0)	0	(0)

Les milieux les plus diversifiés avec l'alternance de zones ombragées et de zones éclairées (Ozange et station 2 de la Triouzoune) correspondent à une population abondante avec tous les stades représentés.

Le milieu très ouvert (station 1 de la Triouzoune), où la végétation macrophytique est le plus fortement développée, semble être une zone favorable aux jeunes stades alors que les stades adultes sont peu représentés.

Par opposition, le milieu fermé (Vianon) théoriquement plus favorable au stade adulte présente ici une faible quantité de truite ≥ 180 mm, artefact vraisemblablement dû à la forte pression de pêche exercée sur ces tailles. La forte diminution d'effectif entre juillet et septembre semble confirmer cette hypothèse.

Pour les autres espèces, à l'exception du vairon, lorsqu'on compare les deux stations de la Triouzoune, on observe une meilleure colonisation du chenal en l'absence de ripisylve. La truite apparaît donc nettement comme l'espèce la plus pénalisée par la modification de l'environnement végétal. Ces résultats montrent que la présence d'une végétation rivulaire arborée semble essentielle pour le maintien et le développement d'une population de Truite fario avec tous les stades représentés. Ils sont conformes aux conclusions des travaux effectués sur le Scorff en Bretagne (CHAMPIGNEULLE, 1978 ; BAGLINIÈRE, 1979).

Les ripisylves agissent indirectement sur l'habitat physique, par exemple en filtrant les apports en sédiments fins néfastes aux alevins émergents et post émergents (HICKS *et al.*, 1991) ou en contrôlant le développement de macrophytes (DAWSON et KERN-HANSEN, 1979 ; DAWSON et HASLAM, 1983). Mais les formations végétales arborées rivulaires peuvent agir également directement sur les peuplements piscicoles. Quelle est alors la part réelle de leur contribution à l'explication des peuplements de Truite fario par rapport à l'habitat hydromorphodynamique ?

La pondération des biomasses observées de Truites adultes par les SPU (rapport biomasse/SPU) montre que l'habitat physique (hauteur d'eau, vitesse du courant et

substrat) ne peut pas expliquer à lui seul les écarts observés entre la station 1 de la Triouzoune et les autres stations. Ces différences ne semblent pas être liées à une valeur nutritive limitante, les valeurs étant contenues dans la même gamme que celle des cours d'eau de référence étudiés par SOUCHON *et al.* (1989). La biomasse d'invertébrés benthiques sur les cours d'eau de la présente étude est comprise entre 2,2 et 4,5 g/m² en poids sec formolé corrigé (MARIDET, 1994), le maximum étant observé sur la station 1 de la Triouzoune où la biomasse de truites est la plus faible. Ainsi, sur ces stations, la discordance entre l'habitat potentiellement utilisable et la biomasse de truite semble devoir plutôt être interprétée en fonction des différences d'environnement végétal et des structures d'abris associées.

Sur la station 1 de la Triouzoune, la baisse de plus de 50 % de la biomasse de truite par rapport à la station 2, située à l'aval, ne peut pas s'expliquer par des différences d'habitat hydromorphodynamique (valeurs de SPU très proches sur ces deux stations). La disparition du couvert végétal, corrélée avec l'apparition d'espèces piscicoles plus photophiles (compétition interspécifique), et la diminution du nombre de caches, de sous-berges et d'abris liés aux structures racinaires des arbres semblent être les hypothèses les plus vraisemblables pour expliquer ces différences. MURPHY et MEEHAN (1991) montrent bien que l'éclaircissement du cours d'eau provoque une augmentation provisoire en été de la production piscicole liée à l'abondance du benthos, essentiellement des jeunes stades, mais suivie en hiver d'une chute de la production si l'habitat n'est pas maintenu, notamment les embâcles et les complexes racinaires en bordure de berge.

Sur l'Ozange où l'on obtient le plus fort rapport biomasse / SPU, on observe les mêmes structures d'abris (station 2 Triouzoune) avec de nombreuses sous-berges créées par un réseau dense de racines d'aulnes et de saules. Ces zones jouent le rôle de caches vis-à-vis de prédateurs potentiels ou d'abris face à des conditions climatiques et hydrologiques difficiles (BISSON *et al.*, 1987 ; G.I.R.E.A., 1987). De plus, sur ce cours d'eau où le substrat est dominé par du sable, les structures racinaires immergées auront d'autant plus d'importance que l'on observe peu d'abris au centre du chenal. Cette grande proportion de sable, perçue comme défavorable pour la truite, diminue la valeur de SPU et entraîne une biomasse par SPU très forte (65 g/m² de SPU). Sur ce type de cours d'eau, la végétation rivulaire de type alluvial (aulnes et saules) semble donc influencer l'habitat des salmonidés directement en favorisant le couvert (végétation rivulaire surplombante) et en créant des caches et des abris (sous-berges). GLOVA et SAGAR (1994), en Nouvelle-Zélande, trouvent des résultats analogues au niveau des populations de truites sur des cours d'eau bordés par des saules. Inversement, la végétation du Vianon, essentiellement composée d'espèces collinéennes (hêtres et chênes), ne favorise pas la création de telles structures d'abris.

La végétation rivulaire arborée peut également agir indirectement en étant la source de débris ligneux grossiers ou d'embâcles (HOUSE et BOEHNE, 1986 ; HUNTER, 1991). Sur ces cours d'eau dont le substrat est dominé par du sable, ces embâcles jouent le rôle d'abri par analogie avec les gros blocs des cours d'eau à forte granulométrie. Ce type de végétation augmente donc la qualité de l'habitat en complexifiant et diversifiant le milieu (FAUSCH et NORTHCOTE, 1992). De plus, en créant de l'ombre, elle agit également directement sur l'éthologie des poissons en constituant une barrière visuelle contre des prédateurs potentiels ou vis-à-vis de congénères (MEEHAN *et al.*, 1977). D'autres auteurs ont constaté chez un grand nombre d'espèces de salmonidés, un préférendum en période de repos pour les secteurs ombragés (BRUSVEN *et al.*, 1986 ; MEEHAN *et al.*, 1987). Par contre, la recherche de nourriture et l'alimentation sont facilitées dans les secteurs éclairés (WILZBACH *et al.*, 1986) où des espèces plus photophiles peuvent se développer. L'alternance de zones éclairées et de zones ombragées, liées à la présence d'une végétation rivulaire arborée, permettrait ainsi une utilisation optimale des habitats du chenal pour les différents stades et espèces de poissons. Elle favorise également la production primaire tout en maintenant un apport en matière organique particulière exogène, fournissant une grande diversité des ressources alimentaires, utilisables par une large gamme de groupes trophiques.

De nombreuses études réalisées au nord-ouest des Etats-Unis montrent l'intérêt de conserver une bande rivulaire arborée pour maintenir l'hétérogénéité du milieu (MURPHY *et al.*, 1986 ; THEDINGA *et al.*, 1989). Il apparaît donc de plus en plus essentiel de lutter

contre la simplification généralisée des habitats des cours d'eau, en protégeant en particulier leurs ripisylves (KARR et SCHLOSSER, 1978 ; FAUSCH *et al.*, 1988 ; SEDELL et BESCHTA, 1991). Ces zones rivulaires boisées sont garantes d'une colonisation harmonieuse des potentialités d'habitat hydromorphodynamique du chenal. Nous avons montré que l'évaluation de leur potentialité propre était facilitée par une mesure harmonisée de l'habitat hydromorphodynamique au moyen de la méthode des microhabitats, complétée par une prise en compte de la structure et de la dynamique des abris. Un couplage plus formel de ces deux méthodes de mesure, au sein d'un protocole supporté par un logiciel d'exploitation des données de type EVHA (GINOT, sous presse), pourrait permettre une modélisation plus complète et plus fine de cette dynamique. Par exemple, une modélisation du comportement des structures d'abris non minérales (sous-berges, embâcles, végétation rivulaire surplombante, végétation aquatique) à différents débits pourrait être obtenue par leur repérage topographique au moment du recueil des données hydromorphodynamiques (protocole microhabitat). Il reste à conforter ces premiers résultats en étendant la démarche à d'autres sites relevant d'hydroécorégions différentes et d'autres types de cours d'eau.

Apport méthodologique

La méthode des microhabitats habituellement mise en oeuvre pour étudier l'impact des aménagements hydroélectriques (REISER *et al.*, 1989) est utilisée ici de façon assez inhabituelle. L'estimation de l'habitat hydromorphodynamique potentiel des cours d'eau grâce à cette méthode, autorise des comparaisons inter-sites avec un nombre plus limité de stations étudiées sur le court terme. En effet, cette mesure, en compensant les différences liées à cet habitat entre sites, permet d'évaluer l'influence d'une autre variable d'environnement. Cette stratégie a été préférée à un suivi long terme pré ou post-intervention sur la ripisylve très consommateur en années d'études pour des résultats parfois peu généralisables (HICKS *et al.*, 1991) et peu réaliste dans le contexte français.

Cette démarche est envisageable uniquement parce qu'un modèle mettant en relation les valeurs d'habitat limitantes calculées sur un cycle annuel et les biomasses de truite a pu être établi sur certains cours d'eau français de référence (SOUCHON, 1994). Des démarches analogues confirment l'existence de relations entre un habitat limitant pour un ou plusieurs stades vitaux et la population de Truite fario (JOWETT, 1992, Nouvelle-Zélande ; NEHRING et ANDERSON, 1993, Colorado, USA ; revue de POUILLY et SOUCHON, sous presse). Il est donc possible d'obtenir une estimation de l'habitat potentiel des truites mais cette relation ne s'exprime que lorsque le facteur limitant prépondérant concerne l'habitat minéral et hydraulique du chenal, décrit par la hauteur d'eau, la vitesse du courant et le substrat. A partir de ces bases, il devient légitime de comparer la contribution respective des autres facteurs constitutifs de l'habitat, tels que la végétation rivulaire arborée étudiée dans cet article, les autres facteurs ayant été minimisés. Une telle démarche d'harmonisation de la mesure de l'habitat et de son comportement dynamique pourrait d'ailleurs être appliquée dans tout contexte où l'on recherche à estimer l'effet d'une altération fonctionnelle au moyen d'une réponse écologique intégrée à un niveau élevé de l'organisation animale (population ou peuplement), en analysant plusieurs stations.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier toute l'équipe du Laboratoire d'Hydroécologie Quantitative du CEMAGREF de Lyon et, en particulier, P. ROGER et M. PHILIPPE pour leur participation active sur le terrain, S. VALENTIN pour son aide précieuse pour le traitement des données microhabitats, A. THEVENET pour le dépouillement des données sur les abris et J.J. DEMARS et R. CUINAT de la Délégation Régionale du Conseil Supérieur de la Pêche de Clermont-Ferrand pour la mise à disposition de données antérieures.

Ces travaux ont été réalisés dans le cadre d'une convention générale avec le Ministère de l'Environnement (D.R.A.E.I.) et d'un programme P.I.R. CNRS sur l'habitat des poissons (SOUCHON et GAUDIN, 1992).

BIBLIOGRAPHIE

- BAGLINIERE J.L., 1979. Les principales populations de poissons sur une rivière à salmonidés de Bretagne-Sud, le Scorff. *Cybum*, 7, 53-74.
- BALDES R.J., VINCENT R.E., 1969. Physical parameters of microhabitats occupied by brown trout in a experimental flume. *Transactions of American Fisheries Society*, 98, 230-238.
- BINNS N.A., EISERMANN F.M., 1979. Quantification of fluvial trout habitat in Wyoming. *Transactions of American Fisheries Society*, 108, 215-228.
- BISSEON P.A., BILBY R.E., BRYANT M.D., DOLLOFF C.A., GRETTE G.B., HOUSE R.A., MURPHY M.L., KOSKI K.V., SEDELL J.R., 1987. Large woody debris in forested streams in the Pacific Northwest : past, present and future. In *Streamside Management : Forestry and Fishery Interactions*, Seattle, College of Forest Resources, University of Washington, 143-190.
- BOVEE K.D., 1982. A guide to stream habitat analysis using the Instream Flow Incremental Methodology. Instream Flow Information Paper n°12, FWS/OBS 82/86, U.S.D.I. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, Fort Collins, Colorado., 248 p.
- BOWLBY J.N., IMHOF J.G., 1989. Alternative approaches in predicting trout populations from habitat in streams. In Gore J.A. & Petts G. E. (eds), *Alternatives in regulated river management.*, CRC Press, Boca Raton, Florida, 317-330.
- BRUSVEN M.A., MEEHAN W.R., WARD J., 1986. Summer use of simulated undercut banks by juvenile chinook salmon in an artificial Idaho channel. *North American Journal of Fisheries Management*, 6, 32 - 37.
- CARLE F.L., STRUB M.R., 1978. A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics*, 34, 621-630.
- CHAMPIGNEULLE A., 1978. Caractéristiques de l'habitat piscicole et de la population de juvéniles sauvages de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) sur le cours principal du Scorff (Morbihan). Thèse de 3 ème cycle Biologie Animale, Université de Rennes, 92 p.
- CHAPMAN D.W., 1962. Effects of logging upon fish resources of the West coast. *J. For.*, 60, 533-537.
- CRISP D.T., 1989. Some impacts of human activities on trout, *Salmo trutta*, populations. *Freshwater Biology*, 21, 21-33.
- DAWSON F.H., KERN-HANSEN V., 1979. The effect of natural and artificial shade on the macrophytes of lowland streams and the use of shade as a management technique. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 64 (4), 437-455.
- DAWSON F.H., HASLAM S.M., 1983. The management of river vegetation with particular reference to shading effects of marginal vegetation. *Landscape Planning, Biotechnical engineering series*, 10, 147-169.
- DOLLOFF C.A., 1986. Effects of cleaning on juvenile Coho Salmon and Dolly Varden in Southeast Alaska. *Transactions of the Am. Fish. Society*, 115, 743-755.
- FAUSCH K.D., 1993. Experimental analysis of microhabitat selection by juvenile Steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) and Coho salmon (*O. kisutch*) in a British Columbia stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50, 1198-1207.
- FAUSCH K.D., HAWKES C.L., PARSONS M.G., 1988. Models that predict standing crop of stream fish from habitat variables : 1950-85. U.S. Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR., 52 p.
- FAUSCH K.D., NORTHCOTE T.G., 1992. Large woody debris and Salmonid habitat in a small coastal British Columbia stream. *Canadian Journal of the Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 682-693.

- FRAGNOUD E., 1987. Préférences d'habitat de la Truite fario (*Salmo trutta fario* L., 1758) en rivière (quelques cours d'eau du sud-est de la France). Doctorat «Ecologie fondamentale et appliquée des eaux continentales», Univ. Cl. Bernard Lyon I ; CEMAGREF, DQEP/LHQ, 435 p.
- GINOT V., 1995. EVHA, un logiciel d'évaluation de l'habitat du poisson sous Windows. *Bull. Fr. Pêche et Piscic.*, 337.
- G.I.R.E.A., 1987. Aménagement écologique des berges des cours d'eau navigables, la berge interface terre-eau : ses caractéristiques, fonctions et utilisations. Rapport n°1, Ministère des travaux publics, Belgique, 68 p.
- GLOVA G.J., SAGAR P.M., 1994. Comparison of fish and macroinvertebrate standing stocks in relation to riparian willows (*Salix* spp.) in three New Zealand streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 28, 255-266.
- GORMAN T.O., KARR J.R., 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*, 59 (3), 507-515.
- GROSSMAN G.D., DE SOSTOA A., FREEMAN M.C., LOBON-CERVIA J., 1987. Microhabitat use in a Mediterranean riverine fish assemblage. *Oecologia*, 73, 490-500.
- HARMON M.E., FRANKLIN J.F., SWANSON F.J., SOLLINS P., GREGORY S.V., LATTIN J.D., ANDERSON N.H., CLINE S.P., AUMEN N.G., SEDELL J.R., LIENKAEMPER G.W., CROMACK JR. K., CUMMINS K.W., 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. In MacFadayan A. & Ford E.D. (eds), *Advances in ecological research*. Academic Press, London, 133-302.
- HEGGENES J., 1988. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in riverine systems. *Nordic J. Freshw. Res.*, 64, 74-90.
- HEGGENES J., TRAAEN T., 1988. Daylight responses to overhead cover in stream channels for fry four salmonid species. *Holarctic ecology*, 11, 194-201.
- HEGGENES J., BRABANT A., SALVEIT S.J., 1990. A comparison of three different methods for studies of stream habitat use by brown trout and atlantic salmon. *Transactions of American Fisheries Society*, 109, 101-111.
- HEIFETZ J., MURPHY M.L., KOSKI K.V., 1986. Effects of logging on winter habitat of juvenile salmonids in Alaskan streams. *North Am. J. of Fish. Manag.*, 6, 52-58.
- HERMANSEN H., KROG C., 1984. Influence of physical factors on density of stocked brown trout (*Salmo trutta fario* L.) in a Danish Lowland stream. *Fishery Management*, 15, 107-115.
- HICKS B.J., HALL J.D., BISSON P.A., SEDELL J.R., 1991. Responses of salmonids to habitat changes. In Meehan W.R. (eds), *Influence of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats*, *American Fisheries Society Special Publication*, 19, 483-518.
- HOUSE R.A., BOEHNE P.L., 1986. Effects of instream structures on salmonid habitat and populations in Tobe Creek, Oregon. *North American Journal of Fisheries Management*, 6, 38-46.
- HUET M., 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11 (3-4), 332-351.
- HUNTER C.J., 1991. Better trout habitat : a guide to stream restoration and management. Palmer T. (eds), *Montana Land Reliance*, 320 p.
- JOWETT I.G., 1992. Models of abundance of large brown trout in New Zealand rivers. *North American Journal of Fisheries Management*, 12, 417-432.
- KARR J.R., SCHLOSSER J.J., 1978. Water resources and the land-water interface. *Science*, 201, 229-234.

- KINSOLVING A.D., BAIN M.B., 1990. A new approach for measuring cover in fish habitat studies. *Journal of Freshwater Ecology*, 5, 373-378.
- LEWIS S.L., 1969. Physical factors influencing fish populations in pools of a trout stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 98, 14-19.
- LYONS J., SCHNEIDER D.W., 1990. Factors influencing fish distribution and community structure in a small coastal river in Southwestern Costa Rica. *Hydrobiologia*, 203, 1-14.
- MALAVOI J.R., SOUCHON Y., 1989. Méthodologie de description et quantification des variables morphodynamiques d'un cours d'eau à fond caillouteux. Exemple d'une station sur la Filière (Haute-Savoie). *Revue de géographie de Lyon*, 64 (4), 252-259.
- MARIDET L., 1994. La végétation rivulaire, facteur de contrôle du fonctionnement écologique des cours d'eau : influence sur les communautés benthiques et hyporhéiques et sur les peuplements de poissons dans trois cours d'eau du Massif Central. Thèse de Doctorat, Université de Lyon, 290 p.
- MEEHAN W.R., SWANSON F.J., SEDELL J.R., 1977. Influence of riparian vegetation on aquatic ecosystems with particular references to salmonid fishes and their food supply. In USDA Forest Service & Gen. Tech. Rep. RM-43 (eds), Importance, preservation and management of riparian habitat, 137-145.
- MEEHAN W.R., BRUSVEN M. E., WARD J.F., 1987. Effects of artificial shading on distribution and abundance of juvenile chinook salmon. *Great Basin Naturalist*, 47 (1), 22-31.
- MEFFE G.K., SHELDON A.L., 1988. The influence of habitat structure on fish assemblage composition in Southeastern Blackwater streams. *The American Midland Naturalist*, 120, 225-238.
- MURPHY M.L., HEIFETZ J., JOHNSON S.W., KOSKI K.V., THEDINGA J.F., 1986. Effects of clear-cut logging with and without buffer strips on juvenile salmonids in Alaskan streams. *Canadian Journal of the Fisheries and Aquatic Sciences*, 43, 1521-1533.
- MURPHY M.L., MEEHAN W.R., 1991. Stream ecosystems. In Meehan W.R. (eds), Influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats. Bethesda, Maryland, USA, 17-46.
- NEHRING R.B., ANDERSON R.M., 1993. Determination of population-limiting critical salmonid habitats in Colorado streams using the physical habitat simulation system. *Rivers*, 4, 1-19.
- ORTH D.J., 1985. Aquatic habitat measurements. In L.A. Nielsen and D.L. Johnson (eds), *Fisheries techniques*, 61-84.
- PIÉGAY H., MARIDET L., 1994. Formations végétales arborées riveraines des cours d'eau et potentialités piscicoles (revue bibliographique). *Bull. Fr. Pêche et Piscic.*, 333, 125-147.
- PLATTS W.S., MEGAHAN W.F., MINSHALL G.W., 1983. Methods for evaluating stream, riparian and biotic conditions. Ogden, UT : US department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment station, 70 p.
- POUILLY M., 1994. Relations entre l'habitat physique et les poissons des zones à cyprinidés rhéophiles dans trois cours d'eau du bassin rhodanien : vers une simulation de la capacité d'accueil pour les peuplements. Thèse de Doctorat, Université de Lyon, 190 p.
- POUILLY M., SOUCHON Y., 1995. Méthode des microhabitats : validation et perspectives. *Bull. Fr. Pêche et Piscic.*, 337.
- REISER D.W., WESCHE T.A., ESTES C., 1989. Status of instream flow legislation and practices in North America. *Fisheries*, 14, 22-29.
- SEDELL J.R., YUSKA J.E., SPEAKER R.W., 1984. Habitats and salmonid distribution in pristine, sediment-rich river valley systems : South Fork Hoh and Queets River, Olympic National Park. In Fish and Wildlife relationships in old-growth forests, American Institute of Fishery Research Biologists, 33-46.

- SEDELL J.R., BESCHTA R.L., 1991. Bringing back the «bio» in bioengineering. *American Fisheries Society Symposium*, 10, 160-175.
- SHIRVELL C.S., 1990. Role of instream rootwads as juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and Steelhead trout (*O. mykiss*) cover habitat under varying streamflows. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 852-861.
- SOUCHON Y., 1994. Etat d'avancement des recherches sur la modélisation de l'habitat des poissons en France. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 332, 57-71.
- SOUCHON Y., TROCHERIE F., FRAGNOUD E., LACOMBE C., 1989. Les modèles numériques des microhabitats des poissons : application et nouveaux développements. *Revue des sciences de l'eau*, 2, 807-830.
- SOUCHON Y., GAUDIN P., 1992. P.I.R. Poisson : Programme «Modèles d'habitat» 1992-1994. Modélisation de l'utilisation spatio-temporelle de l'habitat par les poissons : exemples de la truite, de l'ombre commun et du barbeau fluviatile. CNRS, Programme Environnement, 57 p.
- STREUBEL D.N., GRIFFITH J.S., 1993. Use of boulder pocket habitat by rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Fall River, Idaho. *Great Basin Naturalist*, 53, 194-198.
- THEDINGA J.F., MURPHY M.L., HEIFETZ J., KOSKI K.V., JOHNSON S.W., 1989. Effects of logging on size and age composition of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and density of presmolts in southeast Alaska streams. *Canadian Journal of the Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 1383-1391.
- WASSON J.G., BETHEMONT J., DEGORCE J.N., DUPUIS B., JOLIVEAU T., 1993. Vers une typologie fonctionnelle des écosystèmes d'eau courante du bassin de la Loire : éléments pour l'élaboration des orientations fondamentales de gestion. Phase I. Atlas. CEMAGREF Lyon BEA/LHQ et CRENAM, URA CNRS 260, 70 p.
- WILZBACH M.A., CUMMINS K.W., HALL J.D., 1986. Influence of habitat manipulations on interactions between cutthroat trout and invertebrate drift. *Ecology*, 64 (4), 898 - 911.